© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Nahrungsökologie des Alpenmurmeltieres (*Marmota marmota*) und die Bedeutung essentieller Fettsäuren

U. BRUNS, F. FREY-ROOS, T. RUF & W. ARNOLD

Abstract

For hibernators like alpine marmots it is vital to store as much fat as possible during summer, since they do not cache food to survive winter time. Therefore, marmots can be expected to carefully select food items if the general abundance of potential food-plants is high. Food selection may not only be based on the caloric content or digestibility of plants but may also incorporate the concentration of specific substances. For hibernators, the uptake of polyunsaturated fatty acids, which can not be synthesized by mammalian tissues and thus are considered essential fatty acids (EFA's), should be particularly important. Laboratory studies have demonstrated that high concentrations of EFA's in the white adipose tissue allow hibernators to remain torpid for longer periods, and to tolerate deeper body temperatures. Therefore, high EFA-concentrations decrease the energy demands of hibernators and hence should increase their chances of winter survival and future reproductive output. In this overview on feeding ecology of marmots we also report preliminary results of a study designed to test predictions from these laboratory experiments in animals in their natural habitat in the Suisse Alps. Our data indicate that alpine marmots in fact actively select certain food plants and items, and that EFA's may be actively transferred at high concentrations from mothers to juveniles during lactation. Hence, EFA availability may play a crucial role in determining the quality of marmot habitats.

Stapfia 63,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 146 (1999), 57-66

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Nahrungsverfügbarkeit und Saisonalität

Alpenmurmeltiere leben typischerweise auf offenen Almflächen oberhalb der Baumgrenze. Ihr Leben ist durch eine ausgeprägte Saisonalität gekennzeichnet (vgl. Kapitel „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres", „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres", „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren", „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge an eiszeitliche Lebensbedingungen"), die vor allem auf die kurze Vegetationsperiode in diesem Lebensraum zurückzuführen ist. Als typische Pflanzenfresser steht ihnen Nahrung guter Qualität erst wieder nach der Schneeschmelze zur Verfügung, die sich je nach Lage des Habitats bis weit in den Mai hineinziehen kann. Murmeltiere überbrücken diese Zeit größtenteils mit dem Winterschlaf. Sie legen keine Nahrungsvorräte für den Winter an, sondern leben in dieser Zeit ausschließlich von körpereigenen Fettreserven, die sie bis zum Herbst aufgebaut haben. Die Anlage von Fettdepots ist generell im Tierreich das Mittel der Wahl zur Speicherung von Energie in kompakter Form, die bei Bedarf rasch verfügbar ist. Von diesen Energiereserven zehren Murmeltiere selbst dann noch, wenn sie den Winterschlaf im April beenden. An vielen alpinen Standorten ist das Gebiet häufig noch schneebedeckt und bietet auch in dieser wichtigen Phase, die durch die Paarungszeit geprägt ist, keine ausreichende Nahrung. Die Tiere leben deshalb oft wochenlang nach dem Ende des Winterschlafes noch immer von ihren Reserven in Form von weißem Fettgewebe (siehe Kapitel „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres").

Die drastische jahreszeitliche Veränderung der Nahrungsverfügbarkeit hat entscheidenden Einfluß auf die Lebensweise von Murmeltieren und zu spezialisierten Anpassungen wie Winterschlaf und einem ausgeprägten Zyklus des Auf- und Abbaus von Fettgewebe geführt. Trotz der wichtigen Rolle der Nahrungsverfügbarkeit werden Winterschlaf und Körpergewichtszyklen aber nicht unmittelbar durch Anfang und Ende der Vegetationsperiode kontrolliert, sondern endogen – also durch eine innere Jahresuhr – gesteuert (vgl. Kapitel „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres"). Dies wird z. B. deutlich im Herbst, wenn insbesondere die erwachsenen Murmeltiere bereits einige Wochen vor Beginn des Winterschlafs die Freßaktivität zunehmend reduzieren, ohne daß sich die Nahrungsverfügbarkeit merklich verringert hätte. Auch die Beendigung des Winterschlafs wird endogen gesteuert, da es keinerlei Umweltsignale gibt, die den Tieren in ihren verschlossenen Bauen das Ende des Winters anzeigen würden.

Generell unterliegen saisonale Anpassungen, wie die zyklische Zu- und Abnahme des Körpergewichts bei Murmeltieren also der Steuerung durch eine circannuelle Uhr. Dennoch sind die Tiere aber durchaus in der Lage ihr Verhalten durch eine flexible „Feinabstimmung" auf aktuelle klimatische Gegebenheiten des jeweiligen Habitats anzupassen. Beispielsweise können neben der allgemeinen Schneesituation im Lebensraum auch Unterschiede zwischen kleinräumigen Einheiten die Nahrungsverfügbarkeit beeinflussen. Die Hangexposition eines Murmeltierterritoriums ist hier von besonderer Bedeutung, da sie über die Schneefreiheit des Gebietes und somit vor allem über die Bodenisolation während der Wintermonate und über den Beginn der Vegetationsperiode im Frühjahr entscheidet. Daher sind Gebiete mit früher Schneeschmelze und entsprechend früher einsetzender Vegetationsperiode die für Murmeltiere qualitativ besseren Gebiete (ARNOLD 1990). Tiere an solchen Standorten erscheinen nach dem Winterschlaf früher an der Oberfläche und nutzen die etwas längere Vegetationsperiode. Südlich exponierte Hanglagen sind daher Gebiete, die Murmeltiere bevorzugen und in denen auch die stabilsten Populationen zu finden sind. Das konnten BASSANO et al. (1992), MACCHI et al. (1992) und ALLAINÉ et al. (1994) in ihren Arbeiten für eine Vielzahl an Murmeltiervorkommen in den Alpen zeigen (Abb. 1).

Die Gesamtmenge an potentiellen Nahrungspflanzen, die Murmeltieren während der Vegetationsperiode zur Verfügung steht, ist offenbar kein begrenzender Faktor. Für das Gelbbauchmurmeltier in Nordamerika konnte gezeigt werden, daß nur rund 4 Prozent der Primärproduktion einer Almwiese von Mur-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

meltieren gefressen werden (KILGORE & ARMITAGE 1978). Prinzipiell stehen die Murmeltiere auch auf bestoßenen Almen nicht in unmittelbarer Futterkonkurrenz mit Weidevieh. Murmeltiere profitieren sogar auf bereits abgeweideten Almflächen von dem frischen Pflanzennachwuchs, den sie bevorzugen.

Limitierend für die Energieaufnahme scheinen dagegen zwei andere Faktoren zu sein: Einerseits die Zeit, die den Tieren täglich für die Nahrungsaufnahme effektiv zur Verfügung steht und andererseits die Verdauungskapazität, die durch die Morphologie des Magen-Darm Trakts bestimmt wird. Entscheidenden Einfluß auf die Gesamtzeit, die zum Fressen zur Verfügung steht, haben vor allem die Lufttemperatur, aber auch die Intensität von Störungen, z. B. durch Prädatoren oder Menschen. Insbesondere die Umgebungstemperatur setzt der Nahrungsaufnahme Grenzen, denen die Tiere nicht ausweichen können: Wird es vor allem um die Mittagszeit zu warm, so müssen die Tiere in den kühleren Bau ausweichen um Überhitzung zu vermeiden (TÜRK & ARNOLD 1988). Dieser Faktor dürfte auch ein entscheidender Grund sein, warum Murmeltiere in tieferen (und entsprechend wärmeren) Lagen nicht mehr vorkommen (siehe auch Kapitel „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres").

Auch die Verdauungskapazität, und hier insbesondere die Verweildauer der Nahrung im Magen-Darm Trakt, kann für die Energieaufnahme limitierend sein. Durch ihre extrem schlechte Wasserlöslichkeit benötigt etwa die Verdauung und Resorption von Fetten eine längere Verweildauer als bei Proteinen und Kohlenhydraten. Noch größere Ansprüche an das Volumen des Verdauungstrakts und die Verweildauer der Nahrung stellt der Aufschluß von Zellulose dar, deren Anteil insbesondere in alten und verholzten Pflanzenteilen hoch ist. Wiederkäuer lösen das Problem besonders effektiv durch ihre komplizierte Magenstruktur und Symbionten, die Zellulose verdauen können (SCHMIDT-NIELSEN 1997). Monogastrische Herbivore, zu denen auch die Murmeltiere gehören, begegnen diesem Problem mit einem großen Blinddarm, der als Fermentationskammer dient und in dem ebenfalls endosymbiontische Mikroorganismen den Aufschluß von Zellulose und anderer unlöslicher Polysaccharide besorgen. Die Effizienz dieser Zelluloseverdauung ist aber prinzipiell beschränkt, da sie nicht nur die Aufrechterhaltung eines großen Verdauungsapparates erfordert, sondern auch zusätzliche Nahrungsaufnahme für den „Unterhalt" der Symbionten selbst. Diese Faktoren, bei einem gleichzeitig relativ hohen Angebot an verdaulicher Biomasse in ihrem natürlichen Lebensraum, haben sicherlich dazu beigetragen, daß Murmeltiere schwerverdauliche Nahrung meiden und statt dessen junge, zellulosearme Triebe und Blüten bevorzugen.



Abb 1:
Die Exposition des Hanges beeinflusst die Schneeschmelze und somit auch den Beginn der Vegetationsperiode.

Nahrungswahl

Die im Freiland leicht zu beobachtende Bevorzugung junger Triebe und Blüten weist bereits darauf hin, daß Murmeltiere auf eine bestimmte Zusammensetzung der Nahrung angewiesen sein dürften. Gerade wenn die Tiere bei der Nahrungssuche nicht nur Pflanzenteile mit hoher Verdaulichkeit, sondern möglicherweise auch ganz spezifische Pflanzeninhaltsstoffe selektieren, dann könnte das Nahrungsangebot, je nach Standort, durchaus zu einem begrenzenden Faktor werden, trotz eines nahezu unlimitierten Angebots an potentiellen Nahrungspflanzen (Abb. 2).

Zur Frage nach der selektiven Nahrungsaufnahme stehen für Alpenmurmeltiere bisher

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

nur wenig Daten zur Verfügung. MASSEMIN et al. (1996) haben aus Kotanalysen geschlossen, daß Murmeltiere bei der Nahrungsaufnahme wählerisch sind. Sie konnten bei Untersuchungen an einer Murmeltierpopulation in Frankreich zwei Hauptnahrungspflanzen aus der Gruppe der Dikotyledonen identifizieren, die auch gegenüber dem größeren Angebot an Gräsern bevorzugt werden. Auch experimentelle Untersuchungen am nordamerikanischen Gelbbauchmurmeltier lassen auf selektive Nahrungswahl schließen (ARMITAGE 1979). Unsere eigenen Untersuchungen am Alpenmurmeltier weisen in die gleiche Richtung. Zwar zeigen die Tiere im Mai, gleich nach der Schneeschmelze, noch keine große Selektivität, sondern scheinen sich mit allen verfügbaren frischen Trieben abzufinden. In Mageninhalten von Tieren, die im Juli erlegt wurden, fanden sich aber nur wenige Pflanzenarten, die im Angebot jeweils nur geringe Anteile ausmachten. Es handelt sich dabei um Kräuter wie den Alpenklee (*Trifolium alpinum*), Tragant (*Astragalus* sp.), Labkraut (*Galium anisophyllon*), Mutterwurz (*Ligusticum* sp.) oder Alpen- bzw. Bergwegerich (*Plantago alpina*, *P. atrata*). Enthalten diese Arten Inhaltsstoffe, die für Murmeltiere eine besondere Bedeutung haben? Ohne eine begründete Hypothese wäre die Suche nach solchen Pflanzeninhaltsstoffen und ihrer potentiellen Wirkung ein schier aussichtsloses Unterfangen. Im Falle von Winterschläfern, wie dem Murmeltier, wurde aber in den vergangenen Jahren eine Gruppe von Substanzen identifiziert, die profunde Wirkungen auf den Verlauf des Winterschlafs und damit die Überlebenschancen der Tiere haben. Dabei handelt es sich um mehrfach ungesättigte Fettsäuren, die nur mit der Nahrung aufgenommen werden können.



Abb. 2:
Das Murmeltier in der Wiese: anscheinend eine Nahrungsquelle ohne Grenzen.

Essentielle Fettsäuren und Winterschlaf

Laboruntersuchungen an verschiedenen Tierarten haben gezeigt, daß unterschiedliche Konzentrationen bestimmter essentieller Fettsäuren (EFA's) im weißen Fett den Winterschlaf beeinflussen können. Das gilt insbesondere für die Linolsäure (18:2) und wahrscheinlich auch für die dreifach ungesättigte Linolensäure (18:3). Bei allen untersuchten Tierarten zeigte sich eine Verlängerung der Phasen des Torpor (vgl. Kapitel „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres"), zusammen mit einer tieferen minimalen Körpertemperatur, wenn das weiße Fettgewebe der Tiere höhere Konzentrationen an Linolsäure aufwies. Auch die Stoffwechselrate und somit der Energieverbrauch während des Torpors ist niedriger, wodurch Tiere mit linolsäurereicher Nahrung insgesamt weniger Energiereserven verbrauchen. Das konnte einerseits für Gelbbauchmurmeltiere (*Marmota flaviventris*; FLORANT 1998) und Erdhörnchen (*Spermophilus lateralis*; FRANK 1992) nachgewiesen werden, aber auch für Arten, die Nahrungsvorräte für den Winter anlegen wie *Eutamias amoenus* (GEISER & KENAGY 1987), sowie für Arten, die nicht Winterschlaf sondern tagesperiodische Heterothermie zeigen, wie die Hirschmaus (*Peromyscus maniculatus*; GEISER 1991).

An Alpenmurmeltieren wurden erste Untersuchungen zur Rolle essentieller Fettsäuren im Nationalpark Berchtesgaden durchgeführt (vgl. Kapitel „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres", „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge", „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres", „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren"). Sie geben deutliche Hinweise darauf, daß die

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ergebnisse aus den o.g. Laboruntersuchungen auch im natürlichen Lebensraum von Bedeutung sind. Tiere aus verschiedenen Territorien unterschieden sich in der Zusammensetzung ihrer Fettdepots. Damit einher gingen Unterschiede im Winterschlafverlauf: mit einem zunehmenden Linolsäureanteil im weißen Fett wurden im Torpor deutlich kleinere Differenzen zwischen der Körpertemperatur und der Lufttemperatur im Bau erreicht (vgl. Kapitel „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres" zu den Temperaturmessungen) und ein höherer Anteil Linolensäure führte zu einer tieferen minimalen Körpertemperatur (PUDRITZ et al. 1997). In Abb. 3 ist dargestellt, wie der Körpergewichtsverlust über den Winterschlaf mit steigendem Anteil Linolsäure geringer wurde, womit deutlich wird, daß essentielle Fettsäuren enorme Effekte auf den Energieverbrauch während des Winters haben.

Damit dürften essentielle Fettsäuren in doppelter Hinsicht für Murmeltiere von Bedeutung sein. Ihr energiesparende Wirkung erhöht nicht nur die Überlebenschancen während des Winterschlafs selbst, sondern sorgt auch dafür, daß Tiere mit guter EFA-Versorgung das Frühjahr und damit die Paarungszeit in einer besseren Kondition erreichen. Daraus sollte eine höhere Wahrscheinlichkeit zur erfolgreichen Fortpflanzung resultieren (vgl. Kapitel „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren").

Vorkommen und Wirkungsweise von essentiellen Fettsäuren

Die Bezeichnung „essentiell" trägt der Tatsache Rechnung daß EFA's, darunter auch mehrfach ungesättigte Fettsäuren wie Linol- und Linolensäure, vom Säugetierorganismus nicht selbst synthetisiert werden können, sondern über die Nahrung aufgenommen werden müssen. Dies unterscheidet EFA's von anderen Fettsäuren (meist mittlerer Kettenlänge mit 14 bis 20 C-Atomen), die als Energiespeicher dienen und vom Tier selbst aus assimilierten Nahrungsbestandteilen synthetisiert werden. Das Vorkommen der EFA's ist sowohl zwischen Pflanzenarten, als auch zwischen unterschiedlichen Pflanzenteilen verschieden. So enthalten Blüten meist besonders hohe Anteile an Linolsäure, Blätter und andere grüne Pflanzenteile dagegen viel Linolensäure (FLORANT et al. 1990).

Für Gelbbauchmurmeltiere wurde gezeigt, daß EFA's tatsächlich einen entscheidenden Faktor für die Nahrungsauswahl darstellen. Wie FLORANT et al. (1990) aufbauend auf Untersuchungen zur Nahrungsselektion von

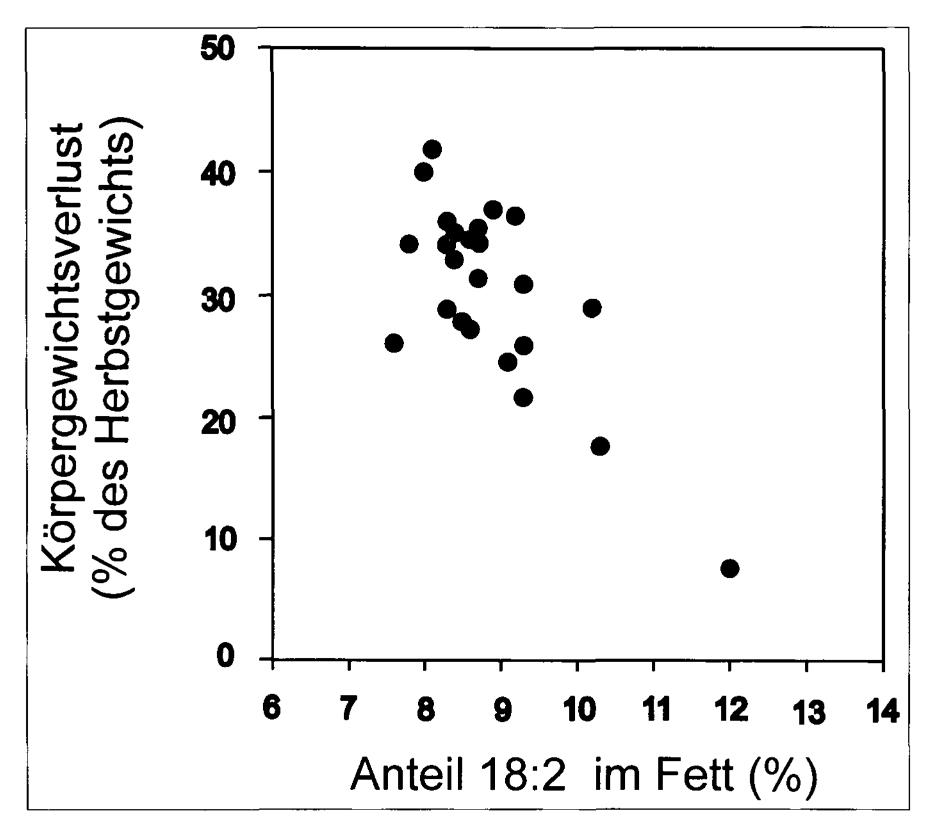


Abb. 3:
Körpergewichtsverlust über den Winterschlaf und der Anteil 18:2 Fettsäuren im weißen Fettgewebe (nach PUDRITZ 1996)

ARMITAGE (1979) feststellten, enthielten die bevorzugten Pflanzenarten (Löwenzahn und Bärenklau) tatsächlich auch die höchsten Anteile an Linolsäure (18:2) unter den analysierten Pflanzenarten. Gelbbauchmurmeltiere vergrößern sogar ihr Revier, um mehr Zugang zu diesen bevorzugten Futterpflanzen zu erhalten. Entsprechende chemische Analysen der Futterpflanzen von Alpenmurmeltieren stehen bisher noch aus.

Wie wirken essentielle Fettsäuren, wie beeinflussen sie den Verlauf des Winterschlafs? ALOIA (1979) vermutete, daß vor allem die bekannte Wirkung der EFA's auf die Fluidität von Membranen eine Rolle spielt. EFA's erhalten die Flexibilität und Funktionsfähigkeit von Zellmembranen auch bei niedrigeren Temperaturen, wie sie bei ektothermen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tieren, aber auch während des Winterschlafs auftreten. Dabei ist der Sättigungsgrad der Fettsäuren entscheidend für den Schmelzpunkt des Fettgewebes. Fett mit einem hohen Anteil gesättigter Fettsäuren hat einen Schmelzpunkt von ca. 25° C. Ein hoher Anteil mehrfach ungesättigter Fettsäuren senkt den Schmelzpunkt auf Werte zwischen 5 bis –6,5° C, wie man sie im Fettgewebe verschiedener Winterschläfer gefunden hat (FRANK 1992), wobei allerdings in vitro gemessene Schmelzpunkte sicherlich nicht direkt die Fluidität von Fetten im lebenden Organismus widerspiegeln (BÉZARD et al. 1994). Darüber hinaus wird auch vermutet, daß die EFA's – ebenfalls mittels ihrer Effekte auf die Membranfluidität – die Funktion membrangebundener Enzyme beeinflussen und so ihre Wirkung auf den Verlauf des Winterschlaf entfalten könnten (ALOIA & RAISON 1989).

Nahrung
Linolsäure (18:2)
Linolensäure (18:3)
gamma-Linolensäure
Eicosapentaenoat
Eicosatrienoat
Docosahexaensäure
Prostanoide
Prostanoide
Arachidonat
Prostaglandine
Leucotriene
Leukotriene
Prostaglandine

Abb. 4:
FA's dienen als Vorläufersubstanzen für Prostaglandine. Die Wege sind allerdings für 18:2 und 18:3 Fettsäuren und deren Abkömmlinge getrennt (verändert nach FLORANT 1998).

Die Wirkung der EFA's könnte aber auch auf einem ganz anderen Mechanismus beruhen. Wichtige Substanzen wie die Eicosanoide, zu denen auch die Prostaglandine gehören, werden aus essentiellen Fettsäuren synthetisiert (vergl. z.B. FLORANT 1998). Seit ihrer Entdeckung in den 1930er Jahren wurden viele hormonähnliche Funktionen der Prostaglandine identifiziert, darunter ihre Rolle in Entzündungsprozessen, bei der Blutdruckregulation, der Blutgerinnung, bei der Reproduktion (z.B. Weheneinleitung), bei der Regulation des Schlaf/Wach Zyklus und in der Thermoregulation (VOET & VOET 1995, Kap.23). Sie sind zudem in der Lage, auch die Wirkung anderer Hormone zu beeinflussen.

Ein Schlüssel zum Verständnis der Bedeutung essentieller Fettsäuren auf den Winterschlaf könnte in der Wirkung von Prostaglandinen auf thermoregulatorische Zentren im Hypothalamus liegen. Die Aufklärung diese Mechanismen wird allerdings durch die Tatsache erschwert, daß die Synthese von Prostaglandinen aus EFA's relativ komplex ist. So dienen verschiedene EFA's als Vorläufersubstanzen für unterschiedliche Gruppen von Prostaglandinen, wie in Abb. 4 gezeigt.

Einige Befunde sprechen dafür, daß möglicherweise nicht nur die absolute Menge sondern das Verhältnis der aufgenommenen EFA's von entscheidender Bedeutung ist, da die Relation – etwa von Linol- zu Linolensäure – das Gleichgewicht der Synthese unterschiedlicher Prostaglandine bestimmt (BÉZARD et al. 1994). Tatsächlich könnten für herbivore Säuger, wie Murmeltiere, sogar Probleme durch eine zeitweise extrem hohe Aufnahme von Linolensäure (18:3) in grünen Pflanzenteilen bestehen, die das Gleichgewicht zu Ungunsten der aus Linolsäure (18:2) synthetisierten Prostaglandine verschiebt.

Aktuelle Forschung

Wir führen derzeit ein Forschungsprojekt an Alpenmurmeltieren durch, in dem der Einfluß von Nahrungsangebot und Nahrungsselektion auf die Einlagerung essentieller Fettsäuren, sowie deren Bedeutung für Winterschlaf, Energiehaushalt und Fortpflanzungserfolg untersucht wird. Diese Studie wird im Avers-Tal (Kanton Graubünden, Schweiz) an einer Population durch geführt, die unter für

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Murmeltiere typischen Bedingungen in einer Höhe von 2100 m ü.d.M. lebt. Die Population erstreckt sich über drei verschiedene Vegetationsdecken, die durch jeweils unterschiedliche Pflanzengesellschaften gekennzeichnet sind.

Ein Schwerpunkt dieser Untersuchungen ist der Vergleich von vegetationskundlichen Erhebungen des Nahrungsangebots in verschiedenen Territorien mit der Pflanzenzusammensetzung in Mageninhalten der Tiere, und schließlich der Fettsäurezusammensetzung im weißen Fettgewebe. Auf diese Weise soll geklärt werden, wie Murmeltiere ihre Nahrung auswählen und wie sich die Aufnahme bestimmter Futterpflanzen in der Zusammensetzung des Speicherfettes niederschlägt. Mögliche Konsequenzen von Pflanzenangebot und Nahrungswahl auf Energiehaushalt und Winterschlaf werden durch Bestimmungen des Körpergewichtsverlusts im Winterhalbjahr und durch kontinuierliche, telemetrische Aufzeichnungen der Körpertemperaturen überprüft (vgl. Kapitel „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres").

Abb. 5:
Veränderung des Linolsäureanteils (18:2) im peritonealen Fettgewebe während des Aufbaues des Fettdepots bei jungen und erwachsenen Murmeltieren.

Erste Ergebnisse der Analyse von Fettdepots erlegter Tiere aus drei verschiedenen Populationen im Kanton Graubünden zeigen deutliche jahreszeitliche Veränderungen der Fettsäurezusammensetzung. Abb. 5 zeigt den saisonalen Verlauf der Linolsäureanteile (18:2) im peritonealen weißen Fett, Abb. 6 entsprechend die Linolensäureanteile (18:3). Auffällig ist dabei der Befund, daß der Anteil der zweifach ungesättigten Linolsäure im Fettdepot bei Jungtieren signifikant stärker zum Herbst hin abnimmt als bei erwachsenen Tieren (Vergleich der Regressionsgeraden mit Kovarianzanalyse, $p<0{,}01$). Diese rapide Abnahme des Linolsäureanteils könnte darauf beruhen, daß Jungtiere nach der Entwöhnung noch sehr wenig Körperfett haben (1,1-4,7% der Körpermasse; n = 8), und noch während des Spätsommers in relativ kurzer Zeit große Fettdepots für die Überwinterung aufbauen.

Wahrscheinlich basiert diese rapide Anlage von Fettreserven viel stärker auf de novo Fettsäuresynthese als bei erwachsenen Tieren.

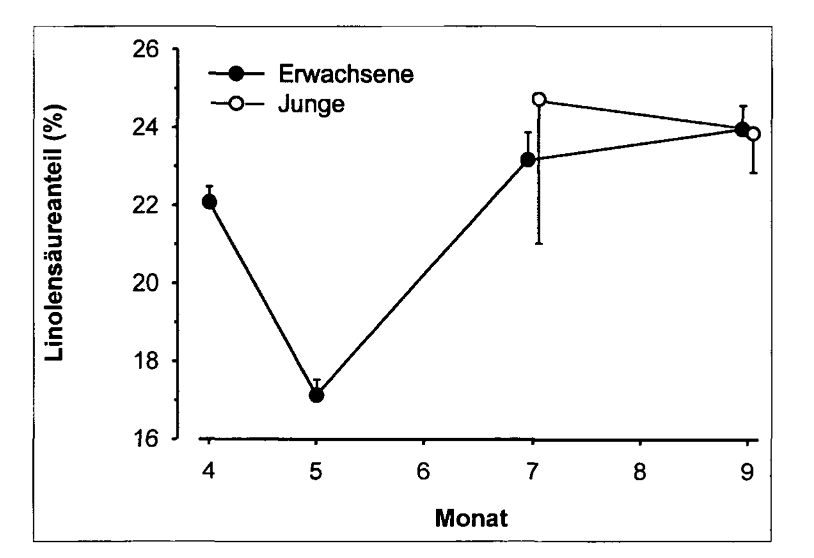


Abb. 6:
Veränderung des Linolensäureanteils (18:3) im peritonealen Fettgewebe von jungen und erwachsenen Murmeltieren.

Verstärkte de novo Fettsynthese führt zwangsläufig zu einer Abnahme des relativen Anteils der mit der Nahrung aufgenommenen, mehrfach ungesättigten Fettsäuren im Depotfett.

Jungtiere unterscheiden sich aber auch bereits zum Entwöhnungszeitpunkt im Juli durch höhere Anteile an EFA's im Speicherfett von erwachsenen Tieren (Abb. 5 und 6). Da Milch die alleinige Nahrungsquelle von

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Jungtieren bis zu diesem Zeitpunkt darstellt, weist dieser Befund auf einen selektiven Transfer von EFA's von der Mutter zu ihren Jungen hin. Solche Prozesse des direkten Transports assimilierter Fettsäuren über das lymphatische System in die Milchdrüsen sind z.B. bei Ungulaten nachgewiesen worden (FARRELL 1998). Der adaptive Wert dieses Transfers wäre im Zusammenhang mit der zuvor postulierten raschen „Verdünnung" von EFA's im wachsenden Fettdepot von Jungtieren zu verstehen: Die Aufnahme hoher Konzentrationen von EFA's aus der Muttermilch könnte den minimal notwendigen Anteil von EFA's im Fettgewebe der Jungen zum Beginn des Winterschlafs im Herbst sicherstellen.

Überraschend ist der jahreszeitliche Verlauf der dreifach ungesättigten Linolensäure bei erwachsenen Tieren (Abb. 6). Eine denkbare Erklärung für den starken Abfall der Linolensäurekonzentration im Mai wäre die Abnahme dieser Fettsäure in älteren Pflanzenteilen. Der erneute Anstieg der Versorgung von Murmeltieren mit Linolensäure könnte in diesem Fall durch den Beginn der Beweidung durch Rinder erklärt werden, die dafür sorgt, daß die Pflanzen neu austreiben. Diese Interpretationen sind im Augenblick allerdings sehr spekulativ. Worauf der hier beobachtete Verlauf von Linolensäure im Speicherfett tatsächlich zurückzuführen ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

In ihrer Summe weisen auch bereits unsere bisherigen Ergebnisse der Studien an freilebenden Alpenmurmeltieren darauf hin, daß die Verfügbarkeit essentieller Fettsäuren eine enorme Bedeutung für den Winterschlaf und damit den gesamten Energiehaushalt dieser Art haben könnte. Ziel unserer Untersuchungen ist es vor allem, kritische Nahrungskomponenten und damit mögliche „Nadelöhre" zu identifizieren, die über die Qualität und Eignung eines Habitats für die Besiedlung durch Murmeltiere entscheiden. Die detaillierte Erforschung der Nahrungsökologie soll damit auch dazu beitragen jene Faktoren zu erkennen, die für die Raumnutzung, das Abwanderungsverhalten, die Populationsdynamik und die Verbreitungsregulation von Murmeltieren bestimmend sind.

Danksagung

Unser Dank gilt Dr. P. RATTI (Direktor des Jagd- und Fischereiinspektorats des Kantons Graubünden) für seine unermüdliche Hilfe, aber auch den vielen beteiligten Wildhütern. Finanziert wird das Projekt mit Mitteln des FWF (Projektnummer P12430-BIO) und der Schweizerischen Bankgesellschaft. Weiters bedanken wir uns bei Dr. M. GIACOMETTI, Dr. M. JANOVSKY, Dr. W. ZENKER und Dipl. Tzt. C. BEIGLBÖCK für die reibungslose veterinärmedizinische Betreuung und sonstige Unterstützung, Prof. Dr. F. TATARUCH für die chemischen und Mag. E. KLANSEK für die botanischen Analysen, sowie Prof. P. LANFRANCHI (Univ. Mailand) und seinem Team (insbes. Dr. S. CALDEROLA) für die Unterstützung bei den Probennahmen.

Zusammenfassung

Winterschläfer wie das Alpenmurmeltier müssen während des Sommers möglichst viel Fett anreichern, da sie für die Überwinterung keine Nahrungsvorräte anlegen. Es ist daher zu erwarten, daß Murmeltiere Nahrungspflanzen dann genau auswählen, wenn die generelle Verfügbarkeit potentieller Futterpflanzen hoch ist. Die Nahrungswahl ist dabei möglicherweise nicht nur auf Energiegehalt und Verdaulichkeit von Futterpflanzen, sondern auch auf ihren Gehalt an spezifischen Substanzen ausgerichtet. Für Winterschläfer dürfte insbesondere die Aufnahme mehrfach ungesättigter Fettsäuren, die nicht vom Säugetierorganismus synthetisiert werden können und daher zu den essentiellen Fettsäuren (EFA's) gehören, von entscheidender Bedeutung sein. Laborstudien haben gezeigt, daß hohe EFA-Konzentrationen im weißen Fettgewebe es Winterschläfern erlauben, längere Zeiträume torpid zu verbringen und tiefere Körpertemperaturen zu tolerieren. Daher senken EFA's den Energiebedarf von Winterschläfern und sollten deshalb auch ihre Überlebenschancen während des Winters und ihren zukünftigen Fortpflanzungserfolg steigern. In diesem Überblick zur Nahrungsökologie von Murmeltieren präsentieren wir auch vorläufige Ergebnisse einer Studie, die zum Ziel hat, Vorhersagen, die sich aus o.g. Labor-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

studien ergeben, an Tieren in ihrem natürlichen Habitat in den Schweizer Alpen zu überprüfen. Unsere Daten zeigen, daß Alpenmurmeltiere in der Tat bestimmte Futterpflanzen und -bestandteile selektieren, und daß EFA möglicherweise während der Laktation aktiv und in hoher Konzentration von Weibchen an ihre Jungen weitergegeben werden. Die Verfügbarkeit von EFA's könnte daher eine entscheidende Rolle für die Qualität von Murmeltierhabitaten spielen.

Literatur

ALLAINÉ D., RODRIGUE I., LE BERRE M. & R. RAMOUSSE (1994): Habitat preferences of alpine marmots, *Marmota marmota*. — Can. J. Zool. **72**: 2193-2198.

ALOIA R.C. (1979): Membrane structure and function during hibernation. — Chemical Zoology **10**: 49-75.

ALOIA R.C. & J. K. RAISON (1989): Membrane function in mammalian hibernation. — Biochim. Biophys. Acta **988**: 123-146.

ARMITAGE K.B. (1979): Food selectivity by yellow-bellied marmots. — J Mammal. **60**: 628-629.

ARNOLD W. (1990): The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 239-246.

BASSANO B., GRIMOD I. & V. PERACINO (1992): Distribution of alpine marmot (*Marmota marmota*) in the Aosta valley and suitability analysis. — 1st international symposium an alpine marmot (*Marmota marmota*) and in genus *Marmota*. Saint Vincent, Italy.

BÉZARD J., BLOND J.P., BERNARD A. & P. CLOUET (1994): The metabolism and availability of essential fatty acids in animal and human tissues. — Reprod. Nutr. Dev. **34**: 539-568.

FARRELL Jr. H.M. (1998): Milk, composition and synthesis. — In: KNOBIL E. & J.D. NEILL (eds.), Encyclopedia of Reproduction, part 3, Academic Press, San Diego, 256 ff.

FLORANT G.L. (1998): Lipid metabolism in hibernators: the influence of essential fatty acids. — Amer. Zool. **38**: 331-340.

FLORANT G.L., NUTTLE L.C., MULLINEX D.E. & D.A. RINTOUL (1990): Plasma and white adipose tissue lipid composition in marmots. — Am. J. Physiol. **258**: R1123-R1131.

FRANK C.L. (1992): The influence of dietary fatty acids on hibernation by golden-mantled ground squirrels (*Spermophilus lateralis*). — Physiol. Zool. **65**: 906-920.

GEISER F. (1991): The effect of unsaturated and saturated dietary lipids on the pattern of daily torpor and the fatty acid composition of tissues and membranes of the deer mouse *Peromyscus maniculatus*. — J. Comp. Physiol. B **161**: 590-597.

GEISER F. & G.J. KENAGY (1987): Polyunsaturated lipid diet lengthens torpor and reduces body temperature in a hibernator. — Am. J. Physiol. **252**: R897-R901.

KILGORE D.L. & K.B. ARMITAGE (1978): Energetics of yellow-bellied marmot populations. — Ecology **59**: 78-88.

MACCHI E., BASSANO B., DURIO P., TARANTOLA M. & A. VITA (1992): Ecological parameters affecting the settlement's choice in alpine marmot (*Marmota marmota*). — 1st international symposium an alpine marmot (*Marmota marmota*) and in genus *Marmota*. Saint Vincent, Italy.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

MASSEMIN S., GIBAULT C., RAMOUSSE R. & A. BUTET (1996): First data on the diet of alpine marmots (*Marmota marmota*) in France. — Mammalia **60**: 351-361.

PUDRITZ S. (1996): Die Zusammensetzung der Triglyceride des weißen Fettgewebes und deren Einfluß auf den Winterschlaf beim Alpenmurmeltier *Marmota marmota*. — Diplomarbeit Univ. Marburg.

PUDRITZ S, FREY-ROOS F., RUF T. & W. ARNOLD (1997): Die Zusammensetzung der Triglyceride des weißen Fettgewebes und deren Einfluß auf den Winterschlaf beim Alpenmurmeltier *Marmota marmota*. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **90**(1): 139.

SCHMIDT-NIELSEN K. (1997): Animal Physiology. Adaptation and environment. — 5th ed., Cambridge Univ Press, Cambridge.

TÜRK A. & W. ARNOLD (1988): Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (*Marmota marmota*). — Oecologia **76**: 544-548.

VOET D. & J.G. VOET (1995): Biochemistry. — 2nd edition, John Wiley & Sons, New York.

Anschrift der Verfasser:
Dipl. Biol. Ute BRUNS
Dr. Fredy FREY-ROOS
Dr. Thomas RUF
Univ.Prof. Dr. Walter ARNOLD
Forschungsinstitut für Wildtierkunde
und Ökologie
Veterinärmedizinische Universität
Wien
Savoyenstraße 1, A-1160
Wien/Austria
e-mail: Ute.Bruns@vu-wien.ac.at